

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Liis Rebase

**VANANEMISE TEOORIAD JA SUGULISE VALIKU
SIGNAALTUNNUSTE VANUSELISED MUUTUSED**

Bakalaureusetöö (12 EAP)

Juhendaja: Janek Urvik, MSc

TARTU 2017

Infoleht

Vananemine on organismi füsioloogilise seisundi halvenemine vanuse kasvades, mis mõjutab indiviidi kohasust. Kuna elukäiguteooria kohaselt on looduses ressursid piiratud, on indiviidi füsioloogilise seisundi ja reproduktiivinvesteeringu vahel lõivsuhe. Nii avaldab vananemine mõju sugulise valiku signaaltunnuste ekspressioonile. Käesoleva töö eesmärgiks oli anda ülevaade, kuidas sugulise valiku signaaltunnused organismi vananedes muutuvad. Tööst selgus, et suguliste signaaltunnuste muutumine organismi vanuse kasvades on liigi, populatsiooni, soo ja tunnuse tasandil on väga erinev. Tulevastes uurimistöödes on oluline keskenduda looduslike populatsioonide peal läbiviidavatele longituuduurimustele.

Märksõnad: vananemine, suguline valik, signaaltunnused, elukäiguteooria

Senescence is the deterioration of an organism's physiological state, which affects the fitness of the individual. Life history theory predicts that the resources in the wild are limited, which means, that there is a trade-off between the physiological state and reproductive investment of an individual. Thus, senescence has an effect on the expression of sexual signal traits. The aim of this study was to give an overview of how signal traits change as the organism ages. Research revealed that the age related change in the expression of sexual signal traits is very different between species, populations, sex and traits. In future research it is important to focus on longitudinal studies on natural populations.

Keywords: senescence, aging, sexual selection, signal traits, life history theory

Sisukord

1. Sissejuhatus	6
2. Ülevaade vananemise ja sugulise valiku teooriatest.....	8
2.1. Vananemine.....	8
2.1.1. Vananemise evolutsioneerumine.....	8
2.1.2. Vananemise kiirus.....	9
2.1.3. Vananemise teooriad	10
2.2. Suguline valik.....	14
2.2.1. Sugulise valiku teooria.....	14
2.2.2. Sugulised signaaltunnused.....	15
2.3. Vananemise ja signaaltunnuste seotus	19
3. Ülevaade signaaltunnuste vanuselisi muutusi käsitlevatest juhtumiuuringutest.....	21
4. Arutelu.....	24
5. Kokkuvõte.....	27
6. Summary.....	27
7. Tänuavaldused	31
8. Kasutatud kirjandus.....	32

1. Sissejuhatus

Vananemise evolutsiooni seletavad teooriad toetuvad tähelepanekule, et loodusliku valiku surve nõrgeneb organismi elu jooksul, kuna välisest keskkonnast tulenevate surmapõhjuste tõttu on populatsioonis vanemates vanuseklassides isendeid vähem kui nooremates (Rose, 1994). Seetõttu avalduvad harvemini sellised alleelid, millel on organismi kohasusele hilises elus negatiivne mõju, mis võimaldab neid põhjustavatel mutatsioonidel kuhjuda (Medawar, 1952). Samuti võib looduslik valik soosida allelele, millel on positiivne efekt organismi kohasusele varajases elus, isegi kui nendega kaasneb negatiivne pleiotroopne mõju hilisemas elus (Williams, 1957).

Lisaks looduslikule valikule mõjutab vananemise protsessi ka suguline valik. Batemani (1948) ja Triversi (1972) kohaselt on sugulise valiku väljakujunemise põhjuseks tõenäoliselt see, et üks sugupool, tavalisel emane, investeerib ühe järglase üleskasvatamisse rohkem ressursse kui teine sugupool. Kuna isaste investeering ühe järglase kohta on väiksem, võimaldab see neil suunata ülejäänud ressursid paaritumisvõimaluste maksimeerimisse (Trivers, 1972). Zahavi (1975) pakkus välja teooria, mille kohaselt heas konditsioonis isased annavad emastele oma paremast kvaliteedist märku, kasutades selleks sugulisi signaaltunnuseid. Kuna signaaltunnused on organismi jaoks tihti kulukad, suudavad vaid heas konditsioonis isased neid endale lubada (Zahavi, 1975). Suguline valik soosib signaaltunnuste evolutsioneerumist, kuna need aitavad konkureerival sugupoolel, tavaliselt isastel, vastassugupoole jaoks atraktiivsemad näida, omavahelises võitluses konkurentsivõimelised olla ning seeläbi oma reproduktiivsedukust suurendada (Kokko et al., 2006). Emased valivad seejärel omavahel võistlevate isaste seast endale paarilise, kelle sugulised signaaltunnused peegeldavad nende kvaliteeti näitavaid omadusi, nagu vanemlik hool või kohasem genotüüp, mis ka järglastele edasi kandub (Zahavi, 1975).

Sellele, kuidas vananemine suguliste signaaltunnuste ekspressiooni mõjutab, on välja pakutud mitmeid teooriad. Klassikaline elukäiguteooria ennustab, et noortel isenditel võib olla kasulik oma reproduktiivinvesteeringut varajases elus piirata, juhul kui tulevase sigimise hind kaalub üles käesoleva sigimiskorra kasu (Clutton-Brock, 1984).

Vanuse kasvades organismi tulevikus allesjäänud potentsiaalsete sigimiskordade arv väheneb, see tähendab jääksigimisväärtus kahaneb ja elukäiguteooria kohaselt peaks organism vananedes sigimisse suunatud investeeringut suurendama (Williams, 1966). Investeering käesolevasse sigimiskorda peaks saavutama maksimumi, kui tulevikus uusi sigimisvõimalusi tõenäoliselt ei tule, see tähendab, et peaks toimuma terminaalne investeering (*terminal investment*) (Clutton-Brock, 1984).

Konditsioonipõhise elukäiguteooria kohaselt on aga indiviidi konditsioonil tema reproduktiiv edukuse ennustamisel suurem tähtsus kui organismi vanusel (McNamara & Houston, 1996). Teooria kohaselt ei sõltu optimaalne investeering sigimisse mitte ainult tulevikus allesjäänud sigimistõenäosusest, vaid ka organismi hetkekonditsioonist. Seetõttu võib organismil olla vanemas eas kasulikum suurema stressi tingimustes oma reproduktiivinvesteeringut vähendada, et stressirohke periood üle elada ja hiljem sigimist jätkata, see tähendab, et peaks toimuma reproduktiivinvesteeringu terminaalne piiramine (*terminal restraint*) (McNamara et al., 2009).

Käesoleva töö eesmärk on anda teaduskirjanduse põhjal ülevaade sellest, kuidas sugulised signaaltunnused organismi vananedes muutuvad, kuna mulle teadaolevalt ei ole sel teemal veel ühtegi ülevaateartiklit avaldatud. Töös analüüsitakse suguliste signaaltunnuste ja vananemise vahelisi seoseid käsitlevaid uurimustöid, et anda hinnang, kumb teooriatest paika peab, ja anda soovitusi tulevikus sel teemal tehtavate uurimuste läbiviimiseks.

2. Ülevaade vananemise ja sugulise valiku teooriatest

2.1 Vananemine

2.1.1 Vananemise evolutsioneerumine

Vananemist võib defineerida, kui isendi kohasuse vähenemist, mida põhjustab füsioloogilise seisundi halvenemine vanuse kasvades (Rose, 1994). Füsioloogilise seisundi halvenemine on omakorda põhjustatud kudedes, rakkudes ja rakusisestes struktuurides aja jooksul toimuvatest kahjulikest muutustest (Kirkwood, 2005).

Peaaegu kõik organismid vananevad ja esmapilgul võib see tunduda paradoksaalne. Isendil, kes jõuab täiskasvanuikka ja paljuneb seejärel lõpmatult, on suurem kohasus kui isendil, kes pärast täiskasvanuikka jõudmist vaid piiratud aja jooksul paljuneb (Kirkwood & Holliday, 1979). Vananemise poolt esile kutsutud surm vähendab võimalust paljuneda ja oma geene edasi anda ning vähendab seeläbi organismi kohasust (Williams, 1957). Looduslik valik peaks seega liikuma suunas, mis aja jooksul vananemist isendite elu käigus edasi lükkaks või eemaldaks (Kirkwood & Rose, 1991).

Vananemist on eelkõige kirjeldatud hulkraksetel eukarüootidel, kus vananemisega kaasnevad negatiivsed tagajärjed jäävad vanemorganismi (Rose, 1994). Vananemise esinemist on leitud ka ainuraksetel eukarüootsetel organismidel, kellel esineb asümmeetriline raku jagunemine, nagu *Saccharomyces cerevisiae* pungumine, kus kahjustunud struktuurid, mis potentsiaalselt vananemisele kaasa aitaksid, koonduvad ühte tütarrakku (Mortimer & Johnston, 1959).

Ometi pole vananemisprotsess kõigile rakkudele omane. Näiteks on iduteeliini rakud kõigil suguliselt paljunevatel organismidel potentsiaalselt surematud (Kirkwood & Holliday, 1979). Organismidel, kellel puudub selge piir somaatiliste ja iduteeliini rakkude vahel, on tihti võime vegetatiivselt paljuneda, mis raskendab ühe indiviidi elumuse eristamist ja muudab vananemise esinemise kindlakstegemise keerulisemaks (Kirkwood & Rose, 1991). Individuaalse organismi vananemine on kõige selgemalt jälgitav hulkraksetel (Kirkwood & Holliday, 1979) ja iteropaarsetel loomadel, kes on

pärast sugulise küpsuse saavutamist suutelised korduvalt paljunema (Kirkwood & Rose, 1991).

Prokarüoote on peetud mittevananevateks, kuna neil toimub rakujagunemine sümmeetriliselt ja selle käigus tekib kaks identset tütarrakku (Rose, 1994). Selline paljunemine välistab vananemise: kui organismid üksteisele järgnevate põlvkondade käigus halveneks, mõjutaks see kõiki indiviide pärilikkusliinis, mis omakorda põhjustaks selle kadumise (Kirkwood & Austad, 2000). Et seda vältida, peavad sellised organismid vältima rakuliste kahjustuste kuhjumist läbi struktuuride parandamise või uuendamise, et säilitada nende funktsionaalsust. See ei tähenda, et neil ei võiks esineda ulatuslikku rakkude kahjustumist, vaid et sellised kahjustused peavad püsima enam-vähem konstantsed üksteisele järgnevate põlvkondade jooksul, kuna kahjustuste kuhjumine mõjutaks kogu liini (Ackermann et al., 2007). Samas on näidatud, et vananemist võib esineda bakteritel, kelle rakujagunemine toimub asümmeetriliselt (Ackermann et al., 2003; Stewart et al., 2005).

Ackermanni (2007) kohaselt esimesed organismid ei vananenud ning vananemine evolutsioneerus mingil hetkel elu ajaloo käigus. Vananemine kui kahjustuste kuhjumine indiviidis võis seetõttu evolutsioneeruda vaid koos asümmeetrilise paljunemisega, mille käigus üks rakkudest pärib endale vanad ja potentsiaalselt kahjustunud struktuurid ja teine rakk saab endale struktuurid, mis on sünteesitud *de novo* ja ei sisalda vananemisest põhjustatud kahjustusi (Ackermann et al., 2003; Ackermann et al., 2007).

2.1.2 Vananemise kiirus

Vanandemise kiirus on liigiti väga erinev. Erinevused maksimaalses võimalikus elueas organismidel, kellel on sarnane ainevahetuse kiirus, viitavad sellele, et vanandemist mõjutavad bioloogilised protsessid, mis on geneetiliselt kontrollitavad ja alluvad loodusliku valiku survele (Rose, 1994). Näiteks võivad tihased elada 15-aastaseks, samal ajal kui sama suurusega närilised saavutavad ideaaltingimustes vaid kolmandiku sellest vanusest. Kontrast viitab, et elamisega seotud kulumine (*wear and tear*) ei seleta

looduslike populatsioonide erinevusi vananemise kiiruses (Holmes & Austad, 1995).

Rose'i (1994) kohaselt on üheks oluliseks vananemise kiirust mõjutavaks teguriks vanusest sõltumatu suremus noortel täiskasvanuikka jõudnud isenditel. Williams (1957) eeldas, et liigid, mis elavad keskkonnas, kus on suur kiskluse oht või muu keskkonnast tulenev oht surma saada, vananevad kiiremini kui liigid, mis elavad väiksema ohuga keskkonnas. Populatsioonis, kus suremus on madalam, jõuab kõrgesse ikka rohkem isendeid ja loodusliku valiku surve eelistab tugevamalt omadusi, mis lükkavad vananemist edasi (Ricklefs, 1998).

2.1.3 Vananemise teooriad

Mehhanistlikust vaatevinklist on vananemist üritatud mitmeti seletada. Üheks palju arutelu tekitanud teooriaks on vabade radikaalide teooria, mille pakkus välja Denham Harman (1956). Hartmani hüpoteesi kohaselt põhjustab vananemist vabade radikaalide üleproduktatsioon ehk oksüdatiivne stress (Harman, 1956). Vabad radikaalid, nagu superoksiidradikaal, põhjustavad raku makromolekulaarsete komponentide: nukleiinhapete, lipiidide, suhkrute ja proteiinide kahjustusi. Kahjustused kuhjuvad ja põhjustavad rakkude ja lõpuks ka organite funktsioneerimise lõppemise (Jin, 2010). Vabade radikaalide teooriat on palju kritiseeritud, kuna seda toetav tõestusmaterjal on suuresti korrelatiivne. Näiteks, kuigi pikemaelised loomad produtseerivad tihti vähem vabu radikaale ja neil on seetõttu vähem oksüdatiivsest stressist põhjustatud koekahjustusi, ei ole see tõestuseks, et vabade radikaalide produtseerimine määrab eluea pikkuse (Sanz & Stefanatos, 2008).

Vananemist on üritatud seletada ka evolutsioonilisest kontekstist lähtudes. Vananemise evolutsiooni teooriat võib pidada üheks osaks elukäiguteooriast (Gavrilov & Gavrilova, 2002). Füsioloogilises mõttes võtab organism keskkonnast ressursse, eelkõige tarbitavatest toitainetest saadavat energiat ja kasutab neid ressursse erinevateks ainevahetuslikeks protsessideks, näiteks kasvamiseks ning järglaste saamiseks. Probleem tekib ressursside jagamisel, kuna ühe ülesande täitmiseks kasutatud ressurssi

enam teiseks otstarbeks kasutada ei saa (Kirkwood & Rose, 1991). Elukäiguteooria oluline eesmärk on aru saada, milline ressursside jaotamise strateegia on optimaalne, see tähendab maksimeerib organismi kohasuse antud ökoloogiliste piirangute puhul (Partridge & Harvey, 1988). See ei eelda automaatselt, et ressursse on vähe. Praktikas on ressursid küll tihti piiratud, kuid isegi piiramatute ressursside puhul esineb piirang selles, kui kiiresti organism suudab neid omastada (Kirkwood & Rose, 1991).

Vananemise väljakujunemisele ja püsimisele on mitmeid evolutsioonilisi seletusi ning seda üritavad seletada evolutsiooniteooriad (Rose, 1994). Ühena esimestest üritas vananemist seletada saksa evolutsioonibioloog August Weismann (1889). Tema idee kohaselt peavad evolutsiooni toimumiseks põlvkonnad üksteisele järgnema. Seetõttu on vananemine kasulik, kuna eemaldab populatsioonist vanad ja kulunud isendid, vabastades nõnda nende järglastele ruumi elamiseks (Kirkwood & Holliday, 1979). Weismanni programmeeritud surma teooria kohaselt on organismi elu pikkus seotud somaatiliste rakkude jagunemiste arvuga ja see arv, nagu ka rakkude enda elu pikkus, on ette määratud juba embrüonaalse tüviraku faasis (Gavrilov & Gavrilova, 2002). Weismanni teooriaga kaasnevad mitmed probleemid. Populatsioonis, kus organismid vananevad grupi hüvanguks, tekiks indiviidil, kellel on pikemat eluiga tagav mutatsioon, selektiivne eelis ja vananemist ei suudetaks püsivalt populatsioonis alal hoida (Kirkwood & Rose, 1991). Seetõttu ei peeta programmeeritud surma teooriat tänapäeval tõenäoliseks lahenduseks vananemise evolutsioneerumise seletamisel (Kirkwood & Holliday, 1979).

Tänapäeval rohkem tähelepanu pälvinud vananemist käsitlevad evolutsiooniteooriad toetuvad ideele, et loodusliku valiku surve väheneb vanuse kasvades (Rose, 1994). Kuna looduslik valik toimib läbi paljunemise ja isendi tõenäosus paljuneda sõltub tema eest, on loodusliku valiku surve tugevaim eas, kus eeldatav allesjäänud paljunemiste arv on suurim (Williams, 1957). Isendi tõenäosus paljuneda on sünnihetkel null, jõuab suguküpsuse saavutades noores täiskasvanueas haripunkti ja seejärel hakkab mitmete tegurite mõjul vähenema (Gavrilov & Gavrilova, 2002).

Seda ideed väljendas esimesena Peter Medawar (1952), tuues välja, et ka populatsioonis, kus vananemine puuduks, on risk surma saada igas järgnevas eluetapis järjest suurem, kuna lisaks organismi sisestele (*intrinsic*) surmapõhjustele, nagu

vananemine, põhjustavad looduses suremust ka organismi väljastpoolt mõjutavad ehk keskkonnast tulenevad (*extrinsic*) ohud. Seetõttu soosiks looduslik valik kasulike geenide avaldumist varajases elueas, kus neist oleks rohkem kasu, ja lükkaks edasi kahjulike geenide avaldumise vanusesse, kus nad palju kahju tekitada ei saaks, kuna suurem osa isendeid seda vanust väliste surma põhjustavate tegurite tõttu ei saavutaks (Kirkwood & Holliday, 1979). See tooks Medawari kohaselt mitmete üksteisele järgnevate põlvkondade jooksul kaasa kahjulike mutatsioonide kuhjumise hilisesse eluikka, mis väljenduks organismi vananemisena. Kahjulikud mutatsioonid saaksid kuhjuda, kuna nende hilise ekspresseerumise tõttu on neid kandvad isendid oma geenid nende avaldumise ajaks juba oma järglastele tõenäoliselt edasi andnud (Medawar, 1952).

Mutatsioonide kuhjumine on oma olemuselt passiivne protsess, mis väljendab loodusliku valiku surve nõrgenemist organismi eluea suurenedes (Gavrilov & Gavrilova, 2002). George Williams tuli 1957. aastal välja antagonistliku pleiotroopia teooriaga, mille kohaselt võib ühel ja samal geenil olla organismi kohasusele varases ja hilises eas vastupidine ehk antagonistlik efekt. Williamsi teooria kohaselt võivad hilises elus avalduvad kahjulikud geenid olla loodusliku valiku poolt isegi aktiivselt soodustatud, kui neil on varajases elus kasulik efekt (Williams, 1957).

Antagonistlik pleiotroopia põhineb kahel eeldusel. Esimeseks eelduseks on, et mingil geenil ei pruugi olla mõju vaid ühele fenotüüpsile tunnusele, vaid see võib mõjutada mitmeid tunnuseid - pleiotroopia. Teine eeldus on, et need pleiotroopsed efektid võivad indiviidi mõjutada vastupidisel moel – antagonistlikult (Gavrilov & Gavrilova, 2002).

Antagonistliku pleiotroopia kohaselt ei sõltuks loodusliku valiku surve tugevus geenile, mille mõju on ühes eas kasulik ja teises kahjulik, mitte ainult mõju suurusest, vaid ka efekti ajalisest ilmnemisest. Eelis, mis tuleneks geenist, mis ekspresseerub ajal, kui eeldatav paljunemiskordade arv on suurim, oleks suurem, kui umbes sama efektiga kahju, mis ilmneb hiljem isendi eluea jooksul (Williams, 1957).

Kolmandaks praegu võimalikuks peetavaks vananemist puudutavaks evolutsiooniteooriaks on Kirkwoodi poolt 1977. aastal välja pakutud äravisatava keha (*disposable soma*) teooria. Kuna elukäiguteooria kohaselt on organismile kasutada olevad ressursid piiratud, üritab äravisatava keha teooria leida vastuse küsimusele, et

mis oleks optimaalne ressursside hulk, mida investeerida somaatiliste rakkude parandusmehhanismidesse (Kirkwood, 1977).

Äravisatava keha teooria kohaselt peaks rakus tehtavate vigade arv olema kompromiss kõrge ja madala arvu vigade vahel. Ebapiisav kontroll makromolekulide sünteesi üle suurendab riski vea iseloomuga katastroofi (*error catastrophe*) tekkeks (Orgel, 1963). Parem kontroll vähendab seda riski, kuid see toimub suurenenud energia tarbimise ja aeglasema kasvu arvelt (Kirkwood & Holliday, 1979). Seetõttu pole organismil mõttekas investeerida raku somaatilisse hooldusesse rohkem ressursse, kui on vajalik selleks, et rakk püsiks piisavalt heas paljunemisvõimelises seisundis, et realiseerida oma tavapärane eeldatav elupikkus (Kirkwood, 2002).

Vähendades kontrolli makromolekulaarse sünteesi üle minimaalsele tasemele, saab rakk vähendada oma energiavajadust, kiirendada oma paljunemist või mõlemat (Kirkwood & Rose, 1991). Sellise kokkuhoiu tagajärjeks oleks järjest suurenev arv rakke, mille esineks surm vea iseloomuga katastroofi tagajärjel, mis viiks lõpuks homöostaasi lõpliku rikkumiseni. See juhtuks aga eluea lõikes piisavalt hilja ja mõjutaks piisavalt väheseid isendeid, et strateegia selektiivset kasu mitte vähendada (Kirkwood & Holliday, 1979).

Äravisatava keha teooria on mõnes mõttes vaadeldav kui antagonistliku pleiotroopia teooria erijuhtum (Gavrilov & Gavrilova, 2002). Antagonistliku mõjuga oleks antud juhul geen, mis kontrollib üleminekut vähenenud täpsusega sünteesile. Kasulik efekt oleks rakkude parandusse vähemate ressursside investeerimisega kaasnev kokkuhoid, kahjulik efekt oleks somaatiline desintegratsioon või vananemine, mis selle tagajärjel lõpuks toimuks (Kirkwood & Holliday, 1979).

Tasub silmas pidada, et väljatoodud teooriad ei ole üksteise suhtes vastandlikud, need evolutsioonilised mehhanismid võivad toimuda samaaegselt. Peamiseks erinevuseks mutatsioonide akumulierumise teooria ning antagonistliku pleiotroopia ja äravisatava keha teooria vahel on, et mutatsioonide akumulierumise teoorias akumulieruvad negatiivset efekti omavad geenid passiivselt, samas kui antagonistliku pleiotroopia ning äravisatava keha teooria puhul hoitakse neid gene valikusurve poolt aktiivselt genofondis (Gavrilov & Gavrilova, 2002).

2.2 Suguline valik

2.2.1 Sugulise valiku teooria

Darwin (1859) defineeris sugulise valiku kui loodusliku valiku erijuhu, kus esineb ühe sugupoole eristav valik vastassugupoole esindajate suhtes ehk sugudevaheline valik (*intersexual selection*) ning teise sugupoole sisene võistlus vastassugupoole esindajate eest ehk soosisene valik (*intrasexual selection*).

Batemani (1948) ja Triversi (1972) kohaselt on suguline valik välja kujunenud, kuna üks sugupool investeerib järglaste saamisesse rohkem kui teine. Tavaliselt on selleks emased, kes investeerivad ühe munaraku tootmisesse palju rohkem ressursse kui isased ühe spermi tootmisesse (Bateman, 1948). Seetõttu pole emased suutelised tootma nii palju munarakke, kui isased sperme, ning isegi kui toodetud gameetide kogubiomass on mõlema sugupoole puhul sama, on anisogaamia tulemuseks situatsioon, kus suur hulk sperme võistlevad vähem arvukate munarakkude pärast, mis omakorda muudab emased isaste jaoks limiteeritud ressursiks (Kokko et al., 2006).

Kuna anisogaamia positsioneerib emased ja isased sugulises valikus erinevatesse rollidesse, on ka isaste ja emaste sigimisstrateegiad tavaliselt erinevad (Bonduriansky et al., 2008). Vinogradovi (1998) kohaselt kasutavad isased strateegiaid, millega kaasneb suurem risk ja kulumine, kuid mille potentsiaalne tasuvus on lühikese ajaperioodi jooksul palju suurem. Isased saavad kasu pikaealisuse ohverdamisest suurema sigimisedukuse nimel, nad võivad oma sigimisedukust suurendada, investeerides nooremas eas väga intensiivselt sigimisse, isegi kui see saavutatakse vähenenud eluea arvelt (Vinogradov, 1998). Selline „ela kiirelt, sure noorelt“ strateegia võib soosida lühema eluea evolutsioneerumist isastel ja võimalik, et ka kiiremat või varem algavat vananemist (Bonduriansky et al., 2008).

See eeldus isaste sigimisstrateegia kohta ei pruugi laieneda liikidele, kellel on sekundaarselt konvergenstsed sugulised strateegiad, nagu monogaamsus või suguliste rollide vahetus, ega ka liikidele, kellel esineb vanusest sõltuv sekundaarsete suguliste signaaltunnuste ekspressioon, kus isaste sigimisedukus vanusega kasvab (Bonduriansky

et al., 2008).

Gravesi (2007) kohaselt on vastupidine olukord, kui suguline valik võib soosida sigimisedukuse kasvu isaste vananedes võimalik, juhul kui sugulise valiku tulemusena produtseerivad vanemad isased atraktiivsemaid signaaltunnuseid, näiteks isaslinnud, kes õpivad laulma keerulisemaid laule. Sellisel juhul peaks loodusliku valiku surve olema isastel suunatud pikema eluea evolutsioneerumisele ja võimalik, et ka aeglasemale või hiljem algavale vananemisele (Graves, 2007). Samuti võib suguline valik suunata isaste eluea pikemaks evolutsioneerumist, kui emastepoolse valiku märklauaks on alleelid, millel on positiivsed pleiotroopsed mõjud elueale ja vananemisele (Bronikowski & Promislow, 2005).

Emased kasutavad Vinogradovi (1998) kohaselt sigimisel pigem strateegiaid, millega kaasneb väiksem risk ja kulumine ning mille tasuvus ilmneb alles pikema ajaperioodi jooksul. Emaste sigimisedukus püsib elu jooksul tihti stabiilne, kuna nad võidavad sigimisedukuse nimel pikaajalise ohverdamisest palju vähem (Kokko, 1998; Vinogradov, 1998). Emaste kohasus on piiratud järglaste saamisega kaasas käiva aja ja ressursside investeeringuga (Trivers, 1972). Seega iteropaarsete liikide emastel on kasulik investeerida oma somaatiliste rakkude hooldusesse rohkem, kui isastel. Kuna munarakkude tootmiseks kulub rohkem ressursse kui spermide tootmiseks, on emase enda hea füsioloogiline seisund kvaliteetsete munarakkude tootmiseks oluline (Vinogradov, 1998).

2.2.2 Sugulised signaaltunnused

Kuna isased investeerivad igasse järglasesse vähem kui emased, saavad nad suunata ülejäänud ressursse uute paaritumisvõimaluste leidmisesse (Trivers, 1972). Nii on sugulise valiku tulemusel tekkinud kulukad tunnused, mis toimivad suguliste signaalidena ja annavad emastele märku isaste heast kvaliteedist, kuna nad peegeldavad omadusi, millega kaasnevad isase poolt emasele pakutavad kasud (Kokko et al., 2006). Otseste kasude mudeli kohaselt valivad emased isaste seast paarilisi selliste tunnuste

põhjal, millega kaasneb emase enda jaoks otsene kasu, näiteks isase poolt pakutav vanemlik hool. Kaudsete kasude mudeli kohaselt valib emane partneri geneetiliste kasude põhjal, mis võimaldavad tema järglastele parema ellujäämise või atraktiivsuse (Kokko et al., 2003).

Sugudevahelise valiku puhul on signaaltunnuseks näiteks isaslindude eredavärviline sulestik, mis muudab isaslinnu emase jaoks atraktiivsemaks. Soosisese valiku tulemusena on evolutsioneerunud tunnused nagu hirvede sarved, mis annavad isastele eelise võitlustes teiste isastega, et saada paaritumisõigus emasega (Darwin, 1859). Enamik sugulise valiku survele alluvaid signaaltunnuseid on välja kujunenud siiski sugudevahelise ja soosisese valiku koosmõju tulemusena (Hunt et al., 2009). Isased, kes neisse tunnustesse rohkem investeerivad, saavad sigimisel suurema eelise (Fisher, 1930).

Sugulised signaaltunnused võimaldavad isastel suurendada oma sigimisedukust, kuid samal ajal võivad nad olla isaste jaoks kulukad. Ereda sulestikuga isaslind ei ole mitte ainult ligitõmbavam emastele, ta peab kandma ka ereda sulestiku tootmise ja alalhoidmisega kaasnevaid füsioloogilisi kulusi ja on ka kiskjatele silmatorkavam (Zahavi & Zahavi, 1999).

Darwin ei suutnud sugulist valikut esmakordselt kirjeldades seletada, miks peaksid sellised kulukad tunnused evolutsiooni käigus välja kujunema (Zahavi, 1975). Ühena esimestest üritas signaaltunnuste välja kujunemist seletada Ronald Fisher (1930). Tema teooria kohaselt oli sugulise signaaltunnuse ja isaste kvaliteedi vahel algselt korrelatsioon, mis muutis signaaltunnusega isased emaste jaoks atraktiivsemaks. Seetõttu allus tunnus sugulise valiku survele, mille tulemusena emaste eelistus selle tunnuse suhtes viis tunnuse võimendumiseni. Fisheri (1930) kohaselt ei ole liialdatud sugulised signaaltunnused lõpuks atraktiivsed mitte enam seetõttu, et nende liialdatus paremat kvaliteeti näitaks, vaid kuna paaritudes tunnust omava isasega, pärivad ka pojad selle tunnuse ja on suurema sigimisedukusega. Tütardele omakorda pärandatakse eelistused ekstravagantsete tunnuste väärtuste suhtes (Fisher, 1930).

Amotz Zahavi (1975) kohaselt ei saaks selline liialdatud tunnus stabiilselt populatsioonis püsida, ilma et sellel oleks enam otsest korrelatsiooni isendi kvaliteediga, kuna looduses valivad emased isaseid tõenäoliselt rohkem kui ühe tunnuse põhjal.

Emased, kes valivad kõikide teiste tunnuste põhjal, välja arvatud liialdatud tunnus, saaksid populatsioonis eelise nende emaste ees, kes liialdatud tunnuse põhjal valivad (Zahavi, 1975).

Zahavi (1975) üritas suguliste signaaltunnuste väljakujunemist seletada läbi händikäpi teooria. Zahavi kohaselt on suguline valik efektiivne, kuna see võimaldab valival sugupoolel hinnata valitava sugupoole kvaliteeti, valitavale sugupoolele on kasulik oma kvaliteeti demonstreerida, kuna nii saab ta tõenäolisemalt parema partneri. Kvaliteeti võimaldab hinnata tunnuse kulukus (*handicap*), kuna vaid hea kvaliteediga isased suudavad seda kulutust kanda (Zahavi, 1975; Zahavi & Zahavi, 1999).

Sugulise valiku survele alluvaid tunnuseid iseloomustab nende signaalväärtus. Tunnuse signaalväärtus on suur, kui tunnus annab tõest informatsiooni isendi kvaliteedi kohta (Zahavi & Zahavi, 1999). Tõesuse efektiivseks tagamiseks peaks isendi poolt suguliste signaaltunnuste tootmisesse ja ülalpidamisse suunatud ressursside hulk olema fikseeritud, järjest suurejoonelisemad signaaltunnused peaksid olema ka progressiivselt kulukamad (Badyaev & Duckworth, 2003). Uurimused on aga näidanud, et kuna suguliste signaalide tootmine on seotud isaste elukäiguga, on neisse investeeritud ressursside hulk paindlik (Badyaev & Qvarnström, 2002).

Üheks faktoriks, mis mõjutab signaalidesse investeeritud ressursside hulka ja sellega ka signaali ausust, on isendi vanus, kuna vanemaks saades võivad muutuda sugulistes signaaltunnustesse investeerimise kasud ja kulutused (Simons et al., 2016). Looduslik valik kujundab organismi elukäiku nii, et saavutada sigimisedukuse ja somaatiliste rakkude hoolduse vahel optimaalne kompromiss (Bonduriansky et al., 2008), lõivsuhte olemus võib emaste ja isaste puhul erineda ning eluea jooksul sugulise valiku ja vananemise koosmõju tõttu muutuda (Nussey et al., 2008). Seetõttu ei pruugi signaaltunnused olla teatud vanuste puhul usaldusväärseks indikaatoriks isendi kvaliteedist (Kokko, 1997; Evans et al., 2011).

Proulxi (2002) teooria kohaselt peaksid noorte isendite signaaltunnused indiviidi kvaliteediga vähem korreleeruma, kuna noored heas konditsioonis isendid maksimeerivad oma kohasust pigem konkurentidest kauem elades, kui neist rohkem signaaltunnustesse investeerides (Proulx et al., 2002). Teise võimaliku teooria kohaselt peaks isendi füsioloogilise seisundi ja suguliste signaaltunnuste vaheline seos vananedes

nõrgenema, kui halvemas seisundis isendid terminaalselt tunnustesse investeerivad (Badyaev & Duckworth, 2003).

Lõivsuhe sigimisse ja eluspüsimisse suunatud ressursside vahel võib omada olulist rolli indiviidi paljunemisstrateegia välja kujundamisel. On leitud, et noores eas sigimisse rohkem investeerimine võib omada negatiivset mõju isendi pikaeealisusele (Reid et al., 2003) ja kiirendada reproduktiivset vananemist (Nussey et al., 2006).

Lisaks füsioloogilistele ja käitumuslikele mehhanismidele mõjutavad signaaltunnuste ekspressiooni ja lõivuhet signaaltunnuste ja teiste funktsioonide vahel ka sigimise sotsiaalne kontekst, sealhulgas isaste vaheline konkurents (Kokko, 1997), ning keskkonnatingimused (Badyaev & Duckworth, 2003). Kuna otsesed kasud, mida emane signaaltunnuseid valides saab, on tihti konkreetse sigimiskeskkonna jaoks spetsiifilised, on erinevate keskkonnatingimuste puhul emaste jaoks olulised erinevad tunnused (Badyaev & Qvarnström, 2002).

2.3 Vananemise ja signaaltunnuste seotus

Kuna elukäiguteooria kohaselt on organismi kasutuses olevad ressursid piiratud, peab indiviid maksimaalse kohasuse saavutamiseks leidma optimaalse ressurrside jaotamisstrateegia, mis ühest küljest tagaks tema enda võimalikult hea konditsiooni, et maksimeerida oma reproduktiivset eluiga ja vältida enneaegset vananemist, ja teisest küljest tagaks võimalikult suure sigimisedukuse (Partridge & Harvey, 1988).

Kuna suurenenud vanemlik hool olemasolevate järglaste suhtes mõjutab negatiivselt tulevast paljunemist, võib indiviid oma investeeringut olemasolevatesse järglastesse piirata, et maksimeerida kogu elu paljunemisedukust (Clutton-Brock, 1984). Vanuse kasvades indiviidi jääsigimismäärtus väheneb, mistõttu ennustab klassikaline elukäiguteooria, et vanuseliselt struktureeritud populatsioonis peaks indiviid oma sigimisse suunatud jõupingutusi vananedes suurendama (Williams, 1966). Reproduktiivinvesteeringus peaks seega toimuma terminaalne investeering: kui tulevikus uute järglaste saamine pole enam tõenäoline, peaksid individid kõik olemasolevad ressursid käesolevasse sigimiskorda investeerima (Clutton-Brock, 1984). Terminaalse investeeringu strateegia võib maskeerida vananemisest põhjustatud funktsioonide halvenemist sigimisedukuses, kui sigimiseefektiivsus suureneb vähenenud ellujäämistõenäosuse arvelt (Nussey et al., 2008).

Oluline eeldus terminaalse investeeringu puhul on, et individid saavad ennustada, kui tõenäoline on tulevikus järglaste saamine ja saavad selle info põhjal kujundada oma reproduktiivinvesteeringut (McNamara & Houston, 1996). Samas ei arvesta klassikaline elukäiguteooria vanusest põhjustatud variatsiooni mitmetes organismi kvaliteeti näitavates tunnustes, mis tõenäoliselt mõjutavad reproduktiivinvesteeringu ulatust (McNamara & Houston, 1996; McNamara et al., 2009).

Konditsioonist sõltuv elukäiguteooria eeldab, et reproduktiivinvesteering sõltub lisaks organismi kronoloogilisele vanusele ka ühest või rohkematest konditsiooni näitajatest, millest igaüks võib organismi vananedes erineva kiirusega muutuda (McNamara et al., 2009). Teooria kohaselt on organismi konditsioon sigimisse suunatud optimaalse investeeringu kujunemisel isegi olulisem, kui organismi jääsigimismäärtus. Selliste

tingimuste puhul soosib valikusurve indiviide, kes hilises elus oma reproduktiivinvesteeringut piiravad, kuna see aeglustab halvenemise kiirust ja annab neile juurde rohkem aega, mille jooksul oma paljunemisedukust suurendada (McNamara et al., 2009).

Ka äravizatava keha teooria eeldab terminaalse piiramise toimumist, kuid teistel põhjustel. Sel juhul on eelduseks, et indiviidid on nii kulunud, kahjustunud või ressursipuuduses, et nad ei suuda väga palju sigimisse investeerida (Kirkwood & Rose, 1991).

3. Ülevaade signaaltunnuste vanuselisi muutusi käsitlevatest juhtumiuuringutest

Suguliste signaaltunnuste ja vananemise omavaheliste seoste uurimiseks otsisin teadusartikleid interneti andmebaasidest kasutades erinevaid otsingutermineid. Artiklite leidmiseks kasutasin kombinatsioone otsingusõnadest „senescence“, „ageing“, „age“, „signal trait“, „ornament“, „sexual selection“. Teadusartikleid otsisin järgnevatest andmebaasidest: Web of Science, JSTOR, ScienceDirect, Springer Link, Wiley Online Library ja Google Scholar. Lisaks kasutasin ebrary andmebaasi e-raamatutega tutvumiseks.

Tabel 1. Ülevaade suguliste signaaltunnuste ja vananemise vahelisi seoseid käsitlevatest uurimistöödest.

Liik	Valimi suurus	Uurimuse tüüp	Looduslik /vangistus	Seos vananemisega	Viide
suitsupääsuke (<i>Hirundo rustica</i>)	2143 isast, 2276 emast	longituud	looduslik	sabasulgede pikkus \cap	(Baltontin et al., 2011)
suitsupääsuke (<i>H. rustica</i>)	30 isast, 18 emast	longituud	looduslik	must pigment 0, punase pigmendi melanisatsioon emastel +	(Galván et al., 2009)
suitsupääsuke (<i>H. rustica erythrogaster</i>)	56 isast	longituud	looduslik	saba pikkus +, pruun kõhusulestik+	(Lifjeld et al., 2011)
sinijalg-suula (<i>Sula neboxii</i>)	109 isast	läbilõike	looduslik	jalgade värvus -	(Velando et al., 2009)
sinijalg-suula (<i>S. neboxii</i>)	22 katseisast, 23 kontrollisast	läbilõike	vangistus	kontrollisaste jalapigment -, katseisaste jalapigment +	(Beamonte - Barrientos et al., 2014)

Liik	Valimi suurus	Uurimuse tüüp	Looduslik /vangistus	Seos vananemisega	Viide
teder (<i>Lyrurus tetrix</i>)	152 isast	longituud	looduslik	täpid suletippudes U, täpid sule keskosas N	(Soulsbury et al., 2016)
teder (<i>L. tetrix</i>)	164 isast	longituud	looduslik	kõik mõõdetud signaaltunnused N	(Kervinen et al., 2015)
kaelus-kärbsenäpp (<i>Ficedula albicollis</i>)	>2500 isast, >2500 emast	longituud	looduslik	ornament +	(Evans et al., 2011)
must-kärbsenäpp (<i>F. hypoleuca</i>)	466 emast	longituud	looduslik	ornament +	(Potti et al., 2013)
preeriasidrik (<i>Calamospiza melanocorys</i>)	624 isast	longituud	looduslik	kõik mõõdetud signaaltunnused 0	(Chaine et al., 2015)
koldsäälilik (<i>Setophaga petechia</i>)	120 isast, 75 emast	longituud	looduslik	karotenoid pigmentatsioon +, melaniin pigmentatsioon 0	(Grunst et al., 2014)
rasvatihane (<i>Parus major</i>)	45 isast	longituud	looduslik	laulu ühtlasus N, repertuaari suurus 0	(Rivera-Gutierrez et al., 2012)
sebra-amadiin (<i>Taeniopygia guttata</i>)	224 isast, 220 emast	longituud	vangistus	noka värvus -	(Simons et al., 2016)
tuuletallaja (<i>Falco tinnunculus</i>)	143 isast, 134 emast	longituud	looduslik	laikude arv isastel -, laikude suurus 0	(Lopez-Idiaquez et al., 2016)

Liik	Valimi suurus	Uurimuse tüüp	Looduslik /vangistus	Seos vananemisega	Viide
kana (<i>Gallus gallus</i>)	99 isast, 118 emast	longituud	vangistus	isaste hari -, emaste hari \cap	(Cornwallis et al., 2014)
loorkakk (<i>Tyto alba</i>)	329 isast, 395 emast	longituud	looduslik	feomelaniin pigment 0, laikude diameeter emastel +, laikude arv isastel -,	(Dreiss et al., 2010)
kraetrapp (<i>Chlamydotis undulata</i>)	1770 isast	longituud	vangistus	pulmatantsu energilisus 0	(Preston et al., 2011)
kalakajakas (<i>Larus canus</i>)	230 isast, 216 emast	longituud	looduslik	valge tiivalaik \cap , must tiivalaik 0	(Sepp et al., 2016)
iguaanlaste sugukonda kuuluv sisalik <i>Sceloporus virgatus</i>	59 emast	longituud	looduslik	ornamendi värv 0, ornamendi suurus +	(Weiss, 2016)
punahirv (<i>Cervus elaphus</i>)	155 isast	longituud	looduslik	sarvetippude arv 0	(Lemaître et al., 2012)

Seos vananemisega:

tunnuse ekspressioon suureneb +,

tunnuse ekspressioon väheneb -

tunnus ei muutu vananedes 0,

tunnuse ekspressioon kasvab ja seejärel kahaneb \cap ,

tunnuse ekspressioon kahaneb ja seejärel kasvab \cup

4. Arutelu

Uuritud 20 juhtumiuuringu puhul täheldati vananedes sugulise signaaltunnuse ekspressiooni kasvu kaheksa tunnuse puhul. Galván & Møller (2009) leidsid punase rinnalaigu melanisatsiooni suurenemise suitsupääsukestel, Lifjeld et al. (2011) leidsid isastel suitsupääsukestel ka saba pikkuse ja pruuni kõhusulestiku ekspressiooni suurenemise vanusega. Evans et al. (2011) leidsid, et ornamendi ekspressioon kasvas nii isastel ja emastel kaelus-kärbsenäppidel, Potti et al. (2013) leidsid, et emaste must-kärbsenäppide ornamentatsiooni esinemine kasvas samuti vanusega. Grunst et al. (2014) leidsid karotenoidpigmentatsiooni suurenemise vanusega koldsäälikul, Dreiss & Roulin (2010) leidsid laikude diameetri suurenemise emastel loorkakkudel ning Weiss (2016) leidis, et emaste iguaanlaste sugukonda kuuluvate sisalike ornamendi suurus suurenes vanusega. Neist uurimustest olid kõik longituuduurimused, mis viidi läbi looduslike populatsioonide peal.

Kuue signaaltunnuse puhul täheldati refereeritud uurimustes, et tunnuse ekspressioon vanusega kõigepealt kasvas, kuid seejärel kahanes. Balbontin et al. (2011) leidsid, et isastel suitsupääsukestel suurenes saba pikkus kahe kuni nelja aastaseks saamiseni ja seejärel hakkas vähenema. Kervinen et al. (2015) leidsid isastel tetredel suguliste signaaltunnuste ekspressiooni kasvu ja hilisema languse nii käitumuslike kui ka füsioloogiliste signaaltunnuste puhul. Rivera-Gutierrez et al. (2012) leidsid, et isaste lindude laulu ühtlasus oli väiksem noorematel lindudel, saavutas maksimumi 3-4 aastaselt ja 5-6 aastaselt oli jälle madalam. Cornwallis et al. (2014) leidsid, et kanade hari vanuse kasvades kuni neljanda eluaastani suurenes ja seejärel hakkas vähenema. Sepp et al. (2016) leidsid, et valge tiivalaigu suurus kalakajakatel vanuse kasvades kõigepealt suurenes ja seejärel vähenes. Soulsbury et al. (2016) leidsid, et isaste tetrede sule keskosa täppe oli kõige enam keskmises vanuses olevatel lindudel. Suletippudes olevate täppide puhul leiti vastupidine seos vanusega, noortel ja vanadel indiviididel oli neid rohkem ja keskmises eas lindudel vähem (Soulsbury et al., 2016). Nende uurimuste puhul oli samuti tegemist longituuduurimustega looduslikel populatsioonidel.

Signaaltunnuse ekspressiooni vähenemist vanuse kasvades täheldati uuritud tööde lõikes

samuti kuue tunnuse puhul. Velando et al. (2009) leidsid, et isase sinijalg-suula jalavärvi intensiivsus vähenes vanuse kasvades, samas paaritumiskorra vahelejätmise põhjustas sinijalg-suuladel jalavärvi intensiivsuse paranemise. Ka Beamonte-Barrientos et al. (2014) leidsid, et sinijalg-suulade jalavärvuse intensiivsus vananedes vähenes, kuid nende tööst selgus, et lindudele karotenoidide manustamisega jalavärvuse intensiivsus suurenes. Simons et al. (2016) leidsid, et isaste ja emaste sebra-amadiinide noka värvuse intensiivsus langes järsult enne surma. Cornwallis et al. (2014) leidsid, et kukkede harja suurus vanuse kasvades vähenes ning Lopez-Idiaquez et al. (2016) leidsid, et isastel tuuletallajatel vähenes vanusega laikude arv. Dreiss & Roulin (2010) leidsid isastel loorkakkudel laikude arvu vähenemise vanusega kuni kolmanda eluaastani, kuid hilisemas eas olulist muutust vanusega ei leitud. Neist uurimustest olid kaks läbilõikeuurimused (Velando et al., 2009; Beamonte-Barrientos et al., 2014), ülejäänud nelja puhul oli tegemist longituuduurimustega. Kolm uurimust olid läbi viidud vangistuses elavate populatsioonidega (Beamonte-Barrientos et al., 2014; Cornwallis et al., 2014; Simons et al., 2016) ja kolm looduslike populatsioonidega (Velando et al., 2009; Dreiss & Roulin, 2010; Lopez-Idiaquez et al., 2016).

Kümne uurimustöodes käsitletud tunnuse puhul ei suudetud leida tunnuse ekspressiooni muutumist seoses vananemisega. Vananemise ja suguliste signaaltunnuste seoseid käsitlevate uurimustööde analüüsist selgus, et uurimuste tulemused on väga varieeruvad nii uurimustööde kui ka uuritud tunnuste lõikes. Sellest võib järeldada, et vananemise mustrid sõltuvad suuresti uuritavast tunnusest. Ka ühe liigi ja uurimustöö siseselt on leitud erinevate tunnuste ekspressioonis nii vanusega kasvavat kui ka kahanevat seost. Seda võib põhjustada sugulise valiku surve tugevuse erinevus liigi, populatsiooni, soo ja tunnuse tasemel.

Vananemise ja signaaltunnuste seotust on uuritud nii läbilõikeuurimusi kui ka longituuduurimusi kasutades. Kuna läbilõikeuurimuste puhul võetakse indiviididelt proove vaid ühe korra, annavad nad ülevaate populatsioonist mingil kindlal ajahetkel, kuid nii on raske hinnata vananemisest tingitud muutusi. Longituuduurimust, mis hõlmab endas indiviidide pikaajalist jälgimist, on looduslikes tingimustes tehniliselt keerukam läbi viia, kuna enamikke indiviide ei ole võimalik igal aastal püüda ja jälgida. Samas võimaldab longituuduurimus teha vananemist käsitlevates töodes selgema

järeldusi, mistõttu on seda tüüpi töödes oluline kasutada longituuduurimusi.

Vananemise ja signaaltunnuste seoste uurimist võib läbi viia nii looduslikes tingimustes elavate kui ka vangistuses peetavate loomade peal. Laboratoorsed uurimissüsteemid on tihti tehniliselt lihtsamalt kasutatavad, kuid nendega kaasnevad mitmesugused probleemid. Laboratoorsete uurimissüsteemide puhul ei ole võimalik seletada, kuidas keskkonnatingimuste varieerumine ja elukäigu lõivsuhted mõjutavad vananemise kiirust ja loodusliku ning sugulise valiku survet vananemisele. Vabalt elavate populatsioonide kasutamist uurimustes muudab tehniliselt keerukamaks asjaolu, et vabas looduses võib igaaastane suremus tihti kõrge olla. Kõrge suremus tähendab paratamatult, et väiksem arv vanemaid indiviide on elus ja uurimuste jaoks jälgitavad, võrreldes nooremate vanuseklassidega. Seega on kõrge suremusega liikide uurimise puhul oluline piisavalt suur valim uurimuse alguses.

5. Kokkuvõte

Kuna ressursid ja nende omastamise kiirus on looduses piiratud, peab iga indiviid lahendama elu käigus küsimuse, kuhu oleks konkreetsel elu hetkel ja keskkonna ökoloogilisi piiranguid arvesse võttes neid ressursse kõige optimaalsem investeerida. Seda üritab seletada elukäiguteooria. Äravisatava keha teooria kohaselt on ka vananemist võimalik seletada kui olemasolevate ressursside optimaalse jaotamise strateegiat, organismil ei ole mõttekas investeerida enda somaatilistesse rakkudesse rohkem, kui on vajalik, et realiseerida oma eeldatav elupikkus. Nii on võimalik somaatiliste rakkude hoolduse pealt kokku hoida ressursse, mida on võimalik investeerida sigimisse.

Kuna anisogaamia tõttu on isaste investeering ühe järglase kohta väiksem kui emastel, võimaldab see neil investeerida ülejäänud ressursse paljunemisvõimaluste suurendamisse. Nii on sugulise valiku tulemusena välja kujunenud sugulised signaaltunnused, mis võimaldavad isastel oma kvaliteeti emastele paremini demonstreerida.

Klassikalise elukäiguteooria kohaselt peaks vanuse kasvades organism oma investeeringut sigimisse suurendama, kuna allesjäänud potentsiaalsete sigimiskordade arv vanuse kasvades väheneb. Selle teooria kohaselt peaks sugulistes signaaltunnustes toimuma aja jooksul nende ekspressiooni suurenemine ehk terminaalne investeering.

Konditsioonipõhine elukäiguteooria põhineb ideel, et organismi konditsioon on reproduktiivinvesteeringu kujunemisel olulisem kui isendi kronoloogiline vanus. Seetõttu võib vananeval organismil olla stressitingimustes kasulikum reproduktiivinvesteeringut vähendada, et ebasobivad tingimused üle elada ja tulevikus edasi paljuneda.

Käesoleva bakalaureusetöö koostamisel läbi töötatud uurimustöödest selgus, et suguliste signaaltunnuste muutumine ajas on liigi, populatsiooni, soo ja tunnuse tasandil on väga erinev. Seetõttu on oluline jätkata valdkonnas uurimustöid, et saada selgemaid teadmisi vananemise ja signaaltunnuste omavahelistest seostest. Vananemise ja signaaltunnuste

uurimisel on oluline keskenduda looduslike populatsioonidega läbi viidavatele uurimustele, mis aitavad anda paremat arusaama eluea ja vananemise märkimisväärselt variatsioonist vabas looduses elavatel liikidel. Samuti on oluline keskenduda longituuduurimustele, mis aitavad paremini mõista tunnuste muutumist ajas.

6. Summary

In the natural world, both resources and the rate by which they can be utilized are limited. That means that during the course of their life, all individuals must solve the problem of where those resources should be invested at the current moment in time taking into consideration the ecological limitations of the environment. This is a question to which life history theory is trying to find an answer to. The theory of the disposable soma also tries to explain senescence as the optimal strategy of allocating resources. It is not reasonable for the organism to invest more in their somatic repair than is necessary for them to stay alive for their normal life expectancy. That makes it possible to limit the resources invested in somatic repair, which allows those resources to be invested into reproduction instead.

As anisogamy causes the male investment into progeny to be smaller than that of the females, it makes it possible for the males to invest the additional resources into maximizing their reproductive opportunities. This has led to the evolution of sexual signal traits, which allows the males to demonstrate their superior quality to the females.

Classical life history theory makes the prediction, that an aging organism should increase their investment into reproduction, because their residual reproductive value decreases with age. This theory predicts that expression of sexual signal traits should increase over time and that there should be a terminal investment into reproduction.

State dependent life history theory is based on the idea that the condition of an organism is more important in determining their reproductive investment than their chronological age. Because of that, it might be more advantageous for the organism to restrain their reproductive investment under stressful conditions to survive and continue to reproduce in the future.

Research into composing this bachelor's thesis revealed that the change in the expression of sexual signal traits over the course of time is very different between species, populations, sex and traits. For this reason, it is very important to continue the research in this field, to gain a better understanding of the connection between signal

traits and senescence. In researching senescence and signal traits, it is important to focus on using natural populations, which helps to gain a better understanding on the remarkable variation in life expectancy and senescence in the wild. It is also important to focus on longitudinal studies, which help to better understand the way traits change over the course of time.

7. Tänuavaldused

Sooviksin tänada oma juhendajat Janek Urvikut tema nõuannete, abi ja julgustuse eest.

Samuti sooviksin tänada Peeter Hõrakut, kelle soovitusel ja nõuanded samuti töö valmimisele suuresti kaasa aitasid.

8. Kasutatud kirjandus

- Ackermann, M., Chao, L., Bergstrom, C. T., & Doebeli, M. (2007). On the evolutionary origin of aging. *Aging cell*, 6, 235-244.
- Ackermann, M., Stearns, S. C., & Jenal, U. (2003). Senescence in a bacterium with asymmetric division. *Science*, 300, 1920-1920.
- Badyaev, A. V., & Duckworth, R. A. (2003). Context-dependent sexual advertisement: plasticity in development of sexual ornamentation throughout the lifetime of a passerine bird. *Journal of Evolutionary Biology*, 16, 1065-1076.
- Badyaev, A. V., & Qvarnström, A. (2002). Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *The Auk*, 119, 301-310.
- Balbontin, J., De Lope, F., Hermosell, I. G., Mousseau, T. A., & Møller, A. P. (2011). Determinants of age-dependent change in a secondary sexual character. *Journal of Evolutionary Biology*, 24, 440-448.
- Bateman, A. J. (1948). Intra-sexual selection in *Drosophila*. *Heredity*, 2, 349-368.
- Beamonte-Barrientos, R., Velando, A., & Torres, R. (2014). Age-dependent effects of carotenoids on sexual ornaments and reproductive performance of a long-lived seabird. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 68, 115-126.
- Bonduriansky, R., Maklakov, A., Zajitschek, F., & Brooks, R. (2008). Sexual selection, sexual conflict and the evolution of ageing and life span. *Functional Ecology*, 22, 443-453.
- Bronikowski, A. M., & Promislow, D. E. (2005). Testing evolutionary theories of aging in wild populations. *Trends in ecology & evolution*, 20, 271-273.
- Chaine, A. S., & Lyon, B. E. (2015). Signal architecture: temporal variability and individual consistency of multiple sexually selected signals. *Functional Ecology*, 29, 1178-1188.

- Clutton-Brock, T. H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *The American Naturalist*, 123, 212-229.
- Cornwallis, C. K., Dean, R., & Pizzari, T. (2014). Sex-Specific Patterns of Aging in Sexual Ornaments and Gametes. *American Naturalist*, 184, E66-E78.
- Darwin, C. (1859). On the origin of species London. UK: John Murray.
- Dreiss, A. N., & Roulin, A. (2010). Age-related change in melanin-based coloration of Barn owls (*Tyto alba*): females that become more female-like and males that become more male-like perform better. *Biological Journal of the Linnean Society*, 101, 689-704.
- Evans, S. R., Gustafsson, L., & Sheldon, B. C. (2011). Divergent patterns of age-dependence in ornamental and reproductive traits in the collared flycatcher. *Evolution*, 65, 1623-1636.
- Fisher, R. A. (1930). *The genetical theory of natural selection*: Oxford University Press.
- Galván, I., & Møller, A. P. (2009). Different roles of natural and sexual selection on senescence of plumage colour in the barn swallow. *Functional Ecology*, 23, 302-309.
- Gavrilov, L. A., & Gavrilova, N. S. (2002). Evolutionary Theories of Aging and Longevity. *The Scientific World Journal*, 2, 339-356.
- Graves, B. M. (2007). Sexual selection effects on the evolution of senescence. *Evolutionary Ecology*, 21, 663-668.
- Grunst, A. S., Rotenberry, J. T., & Grunst, M. L. (2014). Age-dependent relationships between multiple sexual pigments and condition in males and females. *Behavioral Ecology*, 25, 276-287.
- Harman, D. (1956). Aging: a theory based on free radical and radiation chemistry. *Journal of gerontology*, 11, 298-300.
- Holmes, D. J., & Austad, S. N. (1995). Birds as animal models for the comparative biology of aging: a prospectus. *Journals of Gerontology Series a-Biological Sciences and Medical Sciences*, 50, B59-B66.

- Hunt, J., Breuker, C. J., Sadowski, J. A., & Moore, A. J. (2009). Male–male competition, female mate choice and their interaction: determining total sexual selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 22, 13-26.
- Jin, K. (2010). Modern biological theories of aging. *Aging and disease*, 1, 72.
- Kervinen, M., Lebigre, C., Alatalo, R. V., Siitari, H., & Soulsbury, C. D. (2015). Life-History Differences in Age-Dependent Expressions of Multiple Ornaments and Behaviors in a Lekking Bird. *American Naturalist*, 185, 13-27.
- Kirkwood, T. B. (1977). Evolution of ageing. *Nature*, 270, 301-304.
- Kirkwood, T. B. (2002). Evolution of ageing. *Mechanisms of ageing and development*, 123, 737-745.
- Kirkwood, T. B. (2005). Understanding the odd science of aging. *Cell*, 120, 437-447.
- Kirkwood, T. B., & Austad, S. N. (2000). Why do we age? *Nature*, 408, 233-238.
- Kirkwood, T. B., & Holliday, R. (1979). The evolution of ageing and longevity. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 205, 531-546.
- Kirkwood, T. B., & Rose, M. R. (1991). Evolution of senescence: late survival sacrificed for reproduction. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 332, 15-24.
- Kokko, H. (1997). Evolutionarily stable strategies of age-dependent sexual advertisement. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 41, 99-107.
- Kokko, H. (1998). Good genes, old age and life-history trade-offs. *Evolutionary Ecology*, 12, 739-750.
- Kokko, H., Brooks, R., Jennions, M. D., & Morley, J. (2003). The evolution of mate choice and mating biases. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 270, 653-664.
- Kokko, H., Jennions, M. D., & Brooks, R. (2006). Unifying and testing models of sexual selection. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 37, 43-66.

- Lemaître, J.-F., & Gaillard, J.-M. (2012). Male survival patterns do not depend on male allocation to sexual competition in large herbivores. *Behavioral Ecology*, 24, 421-428.
- Lifjeld, J. T., Kleven, O., Jacobsen, F., McGraw, K. J., Safran, R. J., & Robertson, R. J. (2011). Age before beauty? Relationships between fertilization success and age-dependent ornaments in barn swallows. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65, 1687-1697.
- Lopez-Idiaquez, D., Vergara, P., Fargallo, J. A., & Martinez-Padilla, J. (2016). Old males reduce melanin-pigmented traits and increase reproductive outcome under worse environmental conditions in common kestrels. *Ecology and Evolution*, 6, 1224-1235.
- McNamara, J. M., & Houston, A. I. (1996). State-dependent life histories. *Nature*, 380, 215.
- McNamara, J. M., Houston, A. I., Barta, Z., Scheuerlein, A., & Fromhage, L. (2009). Deterioration, death and the evolution of reproductive restraint in late life. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 276, 4061-4066.
- Medawar, P. B. (1952). *An Unsolved Problem of Biology: An Inaugural Lecture Delivered at University College, London, 6 December, 1951*: H.K. Lewis and Company.
- Mortimer, R. K., & Johnston, J. R. (1959). Life span of individual yeast cells. *Nature*, 183, 1751-1752.
- Nussey, D., Coulson, T., Festa-Bianchet, M., & Gaillard, J. M. (2008). Measuring senescence in wild animal populations: towards a longitudinal approach. *Functional Ecology*, 22, 393-406.
- Nussey, D. H., Kruuk, L. E., Donald, A., Fowlie, M., & Clutton-Brock, T. H. (2006). The rate of senescence in maternal performance increases with early-life fecundity in red deer. *Ecology Letters*, 9, 1342-1350.
- Orgel, L. E. (1963). The maintenance of the accuracy of protein synthesis and its

- relevance to ageing. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 49, 517-521.
- Partridge, L., & Harvey, P. H. (1988). The ecological context of life history evolution. *Science*, 241, 1449-1456.
- Potti, J., Canal, D., & Serrano, D. (2013). Lifetime fitness and age-related female ornament signalling: evidence for survival and fecundity selection in the pied flycatcher. *Journal of Evolutionary Biology*, 26, 1445-1457.
- Preston, B. T., Saint Jalme, M., Hingrat, Y., Lacroix, F., & Sorci, G. (2011). Sexually extravagant males age more rapidly. *Ecology Letters*, 14, 1017-1024.
- Proulx, S. R., Day, T., & Rowe, L. (2002). Older males signal more reliably. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 269, 2291-2299.
- Reid, J., Bignal, E., Bignal, S., McCracken, D., & Monaghan, P. (2003). Age-specific reproductive performance in red-billed choughs *Pyrrhocorax pyrrhocorax*: patterns and processes in a natural population. *Journal of Animal Ecology*, 72, 765-776.
- Ricklefs, R. E. (1998). Evolutionary theories of aging: confirmation of a fundamental prediction, with implications for the genetic basis and evolution of life span. *The American Naturalist*, 152, 24-44.
- Rivera-Gutierrez, H. F., Pinxten, R., & Eens, M. (2012). Tuning and fading voices in songbirds: age-dependent changes in two acoustic traits across the life span. *Animal Behaviour*, 83, 1279-1283.
- Rose, M. R. (1994). *Evolutionary biology of aging*: Oxford University Press.
- Sanz, A., & Stefanatos, R. K. (2008). The mitochondrial free radical theory of aging: a critical view. *Current aging science*, 1, 10-21.
- Sepp, T., Rattiste, K., Saks, L., Meitern, R., Urvik, J., Kaasik, A., & Hõrak, P. (2016). A small badge of longevity: opposing survival selection on the size of white and black wing markings. *Journal of Avian Biology*.

- Simons, M. J. P., Briga, M., & Verhulst, S. (2016). Stabilizing survival selection on presenescent expression of a sexual ornament followed by a terminal decline. *Journal of Evolutionary Biology*, 29, 1368-1378.
- Soulsbury, C. D., Kervinen, M., & Lebigre, C. (2016). Curse of the black spot: spotting negatively correlates with fitness in black grouse *Lyrurus tetrix*. *Behavioral Ecology*, 27, 1362-1369.
- Stewart, E. J., Madden, R., Paul, G., & Taddei, F. (2005). Aging and death in an organism that reproduces by morphologically symmetric division. *PLoS Biol*, 3, e45.
- Zahavi, A. (1975). Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of theoretical biology*, 53, 205-214.
- Zahavi, A., & Zahavi, A. (1999). *The handicap principle: A missing piece of Darwin's puzzle*: Oxford University Press.
- Trivers, R. (1972). Parental investment and sexual selection. *Sexual Selection & the Descent of Man, Aldine de Gruyter, New York*, 136-179.
- Weiss, S. L. (2016). Ornamentation, age, and survival of female striped plateau lizards, *Sceloporus virgatus*. *The Science of Nature*, 103, 1-8.
- Velando, A., Drummond, H., & Torres, R. (2009). Senescing sexual ornaments recover after a sabbatical. *Biology Letters*, 6, 194-196.
- Williams, G. C. (1957). Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence. *Evolution*, 11, 398-411.
- Williams, G. C. (1966). Natural selection, the costs of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *The American Naturalist*, 100, 687-690.
- Vinogradov, A. E. (1998). Male reproductive strategy and decreased longevity. *Acta biotheoretica*, 46, 157-160.

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja lõputöö üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Liis Rebase,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) enda loodud teose „Vananemise teooriad ja sugulise valiku signaaltunnuste vanuselised muutused“, mille juhendaja on Janek Urvik,

1.1. reprodutseerimiseks säilitamise ja üldsusele kättesaadavaks tegemise eesmärgil, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace-is lisamise eesmärgil kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni;

1.2. üldsusele kättesaadavaks tegemiseks Tartu Ülikooli veebikeskkonna kaudu, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace'i kaudu kuni autoriõiguse kehtivuse tähtaja lõppemiseni.

2. olen teadlik, et punktis 1 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.

3. kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei rikuta teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse seadusest tulenevaid õigusi.

Tartus, **21.05.2017**